

旱地作物碳素同化作用对氮素营养的响应

上官周平 刘文兆 徐宣斌

(中国科学院水土保持研究所 陕西杨陵 712100)
水利部

摘要 氮素营养与碳素同化作用间的相互关系是农学和生态学共同关注的研究热点之一。随着研究手段的改进,近年来对这一问题的研究有了较大的进展。结合自己的研究结果,就氮素营养对旱地作物碳素同化的各个生理过程的调控作用进行了简要评述。

关键词 氮素营养 光合作用 旱地作物

Effects of Nitrogen Nutrition on Photosynthesis of Dryland Crop

Shangguan Zhouping Liu Wenzhao Xu Xuanbin

*(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences
and Ministry of Water Resources Yangling Shaanxi 712100)*

Abstract The relation between nitrogen nutrition and photosynthesis of crop is important from an agricultural and a ecological point of view. With the developing of various equipment of research, this relationship has been made progress in recent years. According to the research work, it is summarizes the regulations of nitrogen nutrition on photosynthetic process, such as gas exchange characteristics, chlorophyll, electron transport components, carbon assimilating enzymes, et al

Key words nitrogen nutrient photosynthesis dryland crop

在我国干旱半干旱地区,土壤水分和氮素营养严重亏缺,并共同限制着作物水分利用和产量形成过程。大量研究工作表明施肥对提高水分利用和同化作用有着明显的作用,其中氮素营养是调控旱地作物生长、群体发展、提高同化生产率和水分利用的重要措施之一^[1,6]。

近年来,旱地农田水肥关系与调控技术引起许多学者的关注^[1,2,6,15],研究水肥耦合效应机理,尤其是氮代谢与碳同化作用的关系对提高旱地作物生产力具有重要意义,亦有利于阐明氮素营养对作物光合生产率的调节机理。结合自己的研究结果,就氮素营养对旱地作物碳素同化生理过程的调控效应进行简要评述。

1 光合能力

正常水分条件下, 氮素水平对作物叶片光合强度的影响有一最适点, 氮素水平过低或过高, 光合强度均降低。作物受到水分胁迫后光合强度均下降, 其敏感性受叶片含氮量的调控。正常水分或轻度干旱条件下, 高氮营养的作物具有较高的光合强度, 而在严重干旱下, 高氮处理的光合强度又小于低氮处理, 即随着干旱程度的增加, 高氮营养对作物叶片光合强度由促进转为抑制(表 1)^[7, 11, 12]。因此, 氮素营养提高旱地作物生产力应根据土壤水分状况等条件来定, 如改善土壤根际环境可提高和维持根系活力, 促进根系的发育, 可明显提高旱地作物的光合累积^[10]。

表 1 不同土壤水分条件下小麦叶片水分状况和光合特性对氮营养的响应

| 土壤含水量/% | 13.36(干旱) | | | | 13.77(供水) | | | |
|---|-----------|--------|---------|--------|-----------|--------|--------|--------|
| 氮肥用量/kg·hm ⁻² | 0 | 270 | 420 | 600 | 0 | 270 | 420 | 600 |
| 叶片相对含水量/% | 73.70a | 69.49a | 69.22a | 71.03a | 90.84a | 92.78a | 91.89a | 88.95a |
| 光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 7.37a | 6.16b | 5.57b | 5.02c | 11.87a | 11.92b | 12.85b | 14.77c |
| 气孔导度/ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 0.098a | 0.084b | 0.078bc | 0.076c | 0.18a | 0.19a | 0.20a | 0.236b |
| 细胞间隙 CO ₂ 浓度/ $\mu\text{l}\cdot\text{L}^{-2}$ | 214a | 222b | 227b | 233b | 198a | 204a | 204a | 198a |
| 气孔限制值/% | 42.56a | 40.37 | 38.46ab | 35.71b | 46.85a | 45.50a | 45.81a | 47.03a |
| 光合限制因素 | - | NSL | NSL | NSL | - | SL | SL | SL |

注: (1) NSL 为非气孔限制, SL 为气孔限制; (2) 测定时干旱处理的土壤含水量为 $11.94 \pm 0.24\%$ (2m 土层平均值), 湿润处理为 $14.52 \pm 0.83\%$; (3) 采用 SSR 统计法, a, b 和 c 分别表示小麦在一定土壤水分不同施肥条件下各参数在 0.05 水平显著。

作物叶片光合能力(指在光饱和及其它条件为最适情况下的单叶光合强度)和叶层有机氮含量高度相关, 玉米、水稻和大豆叶片光合强度对叶片含氮量的响应曲线明显不同^[15]。当叶片含氮量因物种、叶龄、生长期间氮素可利用率及光照水平的不同而变化时, 可观察到光合作用和氮素高度密切的相互关系^[16]。

2 气孔导性

气孔是控制作物叶片气体交换的通道, 影响碳素同化能力的强弱。作物在干旱条件下, 高氮营养处理气孔导度的降低程度明显大于低氮营养处理^[7, 11, 12], 这是由于低氮叶片有较大的渗透调节和较小的细胞壁弹性^[12], 高氮叶片的气孔关闭程度比低氮叶片大^[17]。在干旱条件下, 低氮叶片可溶性糖积累比高氮叶片少, 因而低氮叶片保卫细胞丧失的水分少于高氮叶片, 使气孔关闭度较小。但也有高氮叶片气孔导度对干旱的敏感性比低氮处理叶片降低的报道^[13]。我们研究后认为, 土壤水分状况和氮素营养对小麦叶片气孔导度具有明显的影响, 氮素对气孔导度的效应随土壤水分条件而异, 在干旱条件下气孔导度随氮素用量的增加而降低, 在湿润条件下气孔导度随氮素营养增加而增加^[1]。

作物受旱后积累的 ABA 可导致 K⁺ 从保卫细胞中流出, 使气孔关闭^[10], 低氮棉花叶片的 ABA 含量明显高于高氮棉花叶片, 而且低氮棉叶开始积累 ABA 的水势阈值也高于高氮棉叶。因此, 低氮叶片气孔对干旱更为敏感^[14], 低氮作物叶片气孔关闭可能是受 ABA 合成能力的调节。

在一定的的气孔导度范围内 ($> 200 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 气孔导度和光合强度之间存在线性相关, 而当气孔导度小于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 二者之间存在着非线性关系^[10]。氮素营养不影响气孔导度和光合强度之间的相关性^[20], 而 Morgan 认为高氮处理叶片光合强度和气孔导度之间存在线性关系, 即在较大的气孔导度下光合速率并不增大^[11]。氮素营养对光合作用的限制部

位及作用大小有一定的调控作用。干旱条件下,高氮处理叶片光合气孔限制值明显高于低氮叶片,表明气孔关闭对高氮叶片光合强度限制更大(表2)^[7,12]。但也有人认为缺氮植物的光合气孔限制程度较大^[10]。

表2 干旱条件下氮素营养对小麦叶片细胞间隙CO₂浓度和光合气孔限制值的影响

| 项 目 | 细胞间隙CO ₂ 浓度/ $\mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ | | | | | 光合气孔限制值/% | | | | |
|-----------|---|-----|-----|-----|-----|-----------|----|----|----|----|
| | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 |
| 离体时间/m in | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 |
| 高氮处理 | 252 | 178 | 97 | 143 | 205 | 18 | 24 | 35 | 37 | 19 |
| 低氮处理 | 281 | 265 | 231 | 253 | 291 | 30 | 54 | 81 | 63 | 42 |

3 光合色素

在旱地农业生产中,作物绿叶持续时间和绿叶持续期随着氮肥用量的适当增加而延长,但过多的氮肥不利于保持一定的绿叶面积^[3]。在正常大气CO₂浓度下的高氮营养和CO₂倍增均能提高大豆叶片单位鲜重的叶绿素和类胡萝卜素含量^[5],类胡萝卜素尤其是 β -胡萝卜素能猝灭不稳定的三线态叶绿素和具有强氧化作用、对光合膜有潜在破坏作用的单线态氧,从而保护受光激发的叶绿素免遭光氧化的破坏,降低光合膜受损的程度。

4 光合电子传递能力

增施氮肥可改善作物光合功能,提高代表PS II活性和光合潜在量子转化效率的 F_v/F_0 和 F_d/F_s 的比值(表3)^[5]。当作物较充分地获得氮素时,有助于它们合成更多的、在光合作用中起重要作用的、以蛋白质为主体的光合碳循环中的各种酶,以及光合电子传递系统中的许多电子传递体等成份,这些成份含量的增加,有利于把所捕获的光能以更高的速度和效率转化为生物化学能。

表3 在不同氮素水平下大豆叶片 F_v/F_0 、 F_v/F_m 和 F_d/F_s 比值的影响

| 氮素水平 | F_v/F_0 | F_v/F_m | F_d/F_s |
|------|---------------|----------------|---------------|
| LN | 1.788 ± 0.175 | 0.640 ± 0.024 | 1.310 ± 0.084 |
| HN | 2.108 ± 0.132 | 0.678 ± 0.1014 | 1.505 ± 0.080 |

注:表中的LN和HN分别表示不施和施5g尿素/盆,在CO₂浓度为350 $\mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 环境下测定。表中 F_0 为固定荧光, F_m 最大荧光, F_v 为可变荧光, F_d 为荧光下降, F_s 为稳态荧光。

荧光光化学猝灭系数(δ)是对氧化态的一种量度,表示PS II反应中心开放部分的比例^[19],从表4中可知,增施氮肥并不能提高 δ 值,低氮营养处理能增加PS II反应中心开放部分的比例,而减少其关闭部分的比例,有利于PS II反应中心的电荷分离,提高PS II电子传递能力。所以高氮营养并不利于为光合碳同化提供更充足的ATP和NADPH,同时高氮并不能降低叶片的非辐射能量耗散^[8]。Evans和Terashima(1987)也认为氮素营养对叶绿体类囊体膜的电子传递影响不大,参与光反应的各个部分基本不受氮素营养水平的影响^[9]。

表4 氮素亏缺下向日葵叶片叶绿素a荧光参数的变化

| 项 目 | F_0 | F_v | F_m | F_v/F_0 | F_v/F_m | δ | δ_P |
|------|-------|-------|-------|-----------|-----------|----------|------------|
| 对 照 | 225 | 1010 | 1232 | 4.49 | 0.82 | 0.790 | 0.421 |
| 氮素亏缺 | 212 | 1110 | 1322 | 5.24 | 0.84 | 0.851 | 0.462 |
| P | NS | NSS | * | NS | NS | *** | NS |

注:测定时在25℃和前暗处理20min,数据为3次平均值。用student's t-test来检验显著性差异(NS不显著,*P=0.05,***P=0.001),表中 δ 为荧光光化学猝灭系数, δ_P 为荧光非光化学猝灭系数。

5 光合酶活性

作物叶片中 RuBPCase/Oase 活性除了受 CO₂、光和水分等因素的控制外, 还受生长期氮素可利用性的影响。氮素营养对 RuBPCase/Oase 活性影响较大。干旱条件下, 作物叶片 RuBPCase/Oase 活性下降, 但高氮处理叶片 RuBPCase/Oase 活性比低氮叶片的 RuBPCase/Oase 活性高^[9]。Morgan 认为在 -2 MPa 左右的低水势下, 高氮处理叶片的羧化效率为 0.136, 而低氮处理叶片的羧化效率为 0.126, 说明高氮营养小麦叶片的 RuBPCase 仍比低氮处理叶片高^[12]。同时 NH⁺₄ 的存在促进了 FBP 酶 Ru-5-P 激酶和 BuBPCase 的活性^[18], 因此, 干旱条件下, 氮素营养还通过 NH⁺₄ 的形式改变叶绿体的间质 pH 来促进暗反应酶类的活性。

随着氮素水平的提高, RuBPCase/Oase 的两种催化活性均有所增加, 且加氧活性的增加相对大于羧化活性的增加(表 5), 氮水平在 N3 以上时, 以单位蛋白质为基础的 RuBPCase/Oase 活性基本不再增加, 但由于叶片可溶蛋白质含量是随氮水平而提高的, 故以单位叶面积或单位叶重为单位的 RuBPCase/Oase 活力仍是增加的^[4]。

表 5 不同氮水平下冬小麦叶片 RuBPCase/Oase 活力的变化

| 代 号 | 施氮量/ kg · hm ⁻² | RuBPCase 活性/ | RuBPOase 活性/ |
|-----|-------------------------------|--|---|
| | | μmol CO ₂ · mg ⁻¹ 蛋白 · min ⁻¹) | μmol O ₂ · mg ⁻¹ 蛋白 · min ⁻¹ |
| N1 | 0 | 0.3118 | 0.00887 |
| N2 | 48.0 | 0.3396 | 0.01099 |
| N3 | 94.5 | 0.4156 | 0.01806 |
| N4 | 142.5 | 0.3794 | 0.01925 |
| N5 | 189.0 | 0.4147 | 0.01894 |

注: 测定时间为小麦灌浆期。

总之, 研究旱作条件下氮素和光合作用的相互关系对生态学和农业生产许多问题具有重要意义, 通过对二者关系的调控为节约氮肥、提高氮素利用效率、增加作物生产力和提高水分利用效率提供了一条有效途径。

参考文献

- 上官周平. 氮素营养对旱作小麦光合特性的调控. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(2): 105~ 110
- 上官周平, 李英, 陈培元等. 氮肥和底墒对小麦同化产物累积与运转的调节效应. 西北农业学报, 1994, 3(2): 63~ 68
- 上官周平, 陈培元, 李英. 氮肥和底墒对小麦籽粒灌浆过程的调节效应分析. 西北植物学报, 1994, 14(2): 107~ 116
- 孙进东, 高煜珠. 氮素营养对冬小麦光合与光呼吸的调节. 江苏农学院学报, 1989, 10(4): 13~ 16
- 张其德, 卢从明, 张群等. 不同氮素水平下 CO₂ 倍增对大豆叶片荧光诱导动力学参数的影响. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(1): 24~ 30
- 汪德水主编. 旱地农田肥水关系原理与调控技术. 北京: 中国农业科技出版社, 1995
- 薛青武, 陈培元. 快速水分胁迫下氮素营养水平对小麦光合作用的影响. 植物学报, 1990, 32(7): 533~ 537
- Ciampi S. et al. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. Plant Science, 1996, 118: 177~ 184
- Evans, J. R. and Terashima. Effects of nitrogen nutrition on electron transport components and photosynthesis in spinach. Aust. J. Plant Physiol, 1997, 14: 281~ 292

- 10 Farquhar, C. D. and T. D. Sharkey. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317~ 345
- 11 Morgan, J. A. Interaction of water supply and nitrogen in wheat. *Plant Physiol.* 1984, 76: 112~ 117
- 12 Morgan, J. A. The effect of nitrogen nutrition on the water relation and gas exchange characteristics of wheat. *Plant Physiol.* 1986, 80: 52~ 58
- 13 Radin, J. W. and L. L. Parker. Water relations of cotton plant under nitrogen deficiency. I: Dependence upon leaf structure. *Plant Physiol.* 1979, 64: 495~ 498
- 14 Radin, J. W. and R. C. Ackerson. Water relations of cotton plant under nitrogen deficiency. III: stomatal conductance, photosynthesis and ABA accumulation during drought. *Plant Physiol.* 1981, 67: 115~ 119
- 15 Sinclair, T. R. and T. Horie. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science*, 1989, 29: 90~ 98
- 16 Stuart F. 植物对多种环境因素的反应(梁建生译). 江苏农学院译文集(8), 1988, 30~ 39
- 17 Shimishi, D. The effects of nitrogen on transpiration and stomatal behavior of beans. *New Phytol.* 1970, 69: 405~ 412
- 18 Sugiharto, B., K. Miyata, H. Nakamoto, et al. Regulation of expression of carbon assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiol.* 1990, 92: 963~ 969
- 19 Van Kooten D and Snel, J. F. M., The use of Chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 1990, 25: 147~ 150
- 20 Wong S. C. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. *Oecologia*, 1979, 44: 68~ 74

(上接第 102 页)

量或保持不减产,如本实验中红芒麦的C₄—C₃、C₄—C₂、C₄—C₁和宁春10号的C₄—C₃处理,但也存在着相反的结论,在生殖生长期,施加一定水分胁迫,则大大降低籽粒的产量,而干物质质量不减少,如宁春10号的C₄—C₂处理。

叶片相对含水量是反映叶片保水能力的指标,宁春10号在严重干旱的情况下也能保持较高的含水量,说明宁春10号的抗旱性比红芒麦强,但两种小麦相比较,宁春10号的耗水量较大,产量和水分利用效率都降低,这可能与环境、气候等因素所致,因此认为红芒麦属于节水增产型的品种,在本地的适应性比宁春10号强。

参考文献

- 1 山仑. 我国西北地区植物水分研究与旱地农业增产. *植物生理学通讯*, 1983(5): 7~ 11
- 2 陈玉民. 华北地区冬小麦耗水量图与灌溉蓄水量评价研究. *水利学报*, 1987(11): 10~ 20
- 3 西北农业大学生理生化教研组编. *植物生理学实验指导*. 西安: 陕西科学技术出版社, 1986
- 4 马忠明. 有限灌溉条件下作物-水分关系的研究. *干旱地区农业研究*, 1998, 6(2): 78~ 79
- 5 石培泽, 杨秀英. 春小麦适度亏缺灌溉的节水增产效应. *干旱地区农业研究*, 1998, 16(2): 80~ 83